## 山西霍山灌丛空隙草本植物物种多样性与更新\*

武宇佼, 苗艳明, 毕润成\*\*

(山西师范大学生命科学院,山西 临汾 041000)

摘要:采用物种重要值和物种多样性指数,分析了山西霍山灌丛空隙内主要草本组成及其多样性随灌丛空隙面积梯度的变化规律。结果表明:在自然状况下形成的<10 m²的灌丛空隙最多,占51.2%。灌丛空隙内草本植物的重要值高于灌丛下草本,且以10~20 m²的空隙为最高。主要草本可分为3类:(1)对灌丛空隙更新反应不明显的草本,(2)对灌丛空隙有正更新反应的草本,(3)对灌丛空隙有负更新反应的草本。灌丛空隙内的物种丰富度、多样性指数和均匀度指数均高于灌丛下,而生态优势度均小于灌丛下,呈现"单峰型"的变化趋势,且在10~20 m²达到峰值。因此,适宜大小的灌丛空隙是森林生态系统草本层植物多样性维持的重要途径。

关键词:灌丛空隙大小;草本更新;物种多样性;山西霍山

中图分类号: 0 498

文献标志码:A

文章编号: 2095-0845(2015)02-203-06

# Herbaceous Plant Species Diversity and Regeneration in Shrub Gaps in Huoshan Mountain of Shanxi Province

Wu Yu-jiao, Miao Yan-ming, Bi Run-cheng\*\*

(College of Life Science, Shanxi Normal University, Linfen, Shanxi 041000, China)

**Abstract**: To better understand the effects of shrub gaps on the herbaceous species community in Huoshan Mountain, species importance value and diversity index were employed to analyze the change of the herbaceous plant species composition and diversity across a gradient of gap sizes. The results showed that the proportion of shrub gaps whose area size less than  $10 \text{ m}^2$  were the highest under the natural state, accounting for 51.2%. The importance value of herbaceous plant was larger in shrub gaps than in non-gaps and it was the highest in shrub gaps from 10 to  $20 \text{ m}^2$ . The dominant herbaceous species could be classified into three groups: positive response, negative response, and non-sensitive. The species richness, diversity index and evenness index in shrub gaps were higher than those in non-gaps, while dominance index in shrub gaps was lower than that in non-gaps. In addition, they showed hump-shaped curves with increasing gap size, and the maximums appeared in shrub gaps from 10 to  $20 \text{ m}^2$ . Therefore, the appropriate size of shrub gap is an important way to maintain the species diversity of herbaceous plant in the forest ecosystems.

Key words: Size of shrub gaps; Herbaceous regeneration; Species diversity; Huoshan Mountain of Shanxi

林隙是森林中经常发生的一种小规模干扰,这种干扰对植被的更新起着重要作用(梁晓东和叶万辉,2001;孙悦燕等,2010)。林隙的形成直接或间接地改变了植物的生存环境,导致资

源的再分配和微生境的异质性,从而影响了种子的萌发、苗木定居和幼树生长等一系列更新过程,最终导致森林结构、物种共存方式、生物多样性也发生相应的改变(宋新章和肖文发,

收稿日期: 2014-05-12, 2014-07-10 接受发表

作者简介: 武字佼 (1988-) 女, 硕士, 主要从事植物生态学研究。E-mail: 15835781257@139.com

<sup>\*</sup> 基金项目: 山西省化学优势重点学科建设项目 (912019)

<sup>\*\*</sup> 通讯作者: Author for correspondence; E-mail: sxrcbi@126.com

2006; 鲜骏仁等, 2004)。林隙更新作为森林自 然演替的一种重要机制,已成为当今生态学研究 的热点之一。

众多学者围绕乔木空隙对森林的影响作了大 量研究, 主要在长白山暗针叶林、次生阔叶林、 杨桦次生林(杨修,2002;宋新章等,2007;宋 新章等, 2008), 茂兰喀斯特森林(龙翠玲等, 2005), 格氏栲林 (刘金福等, 2003), 红松阔叶 混交林 (李猛等, 2011, 2012) 中做了一些工作, 主要对林隙的一般特征及干扰状况、更新机制、 生理生态和土壤水分分布格局等方面进行了深入 的探讨, 国外偏重于研究林窗大小对边界木的生 长和死亡率的影响 (Gray 等, 2012), 通过建立 模型, 预测森林林分动态变化 (Arseneault 和 Saunders, 2012)等,而对灌丛的研究也大多集中 于降雨截留特征(李衍青等, 2010), 树干茎流 (刘章文等, 2011), 地被物及土壤持水性能(张 远东等, 2006), 萌生过程的营养元素供应动态 (朱万泽等, 2010), 灌丛内外草本叶性状的比较 (毛伟等, 2009) 等方面的研究, 但关于灌从空 隙的一般特征及更新规律的研究报道却很少。

本文通过研究山西霍山灌丛空隙的更新规律 及物种多样性维持机制,探讨不同物种的更新行 为差异,以期为山西霍山灌丛生物多样性保护和 生态恢复与更新提供理论依据。

#### 1 研究地点自然概况

调查地点在山西霍山七里峪林场,地理位置为 36°21′~36°45′N,111°40′~112°20′E,海拔从 850~2 250 m,土壤类型为:石灰性褐土 (450~1 300 m)、褐土性土 (1 300~1 400 m)、淋溶褐土 (1 400~1 800 m)、棕色森林土 (1 700~2 200 m)、山地草甸土 (2 200 m 以上)。气候属温带大陆性,年平均气温 9.3~12.3 ℃,年降水量 500~700 mm,无霜期 120~130 d。调查地点主要灌木有连翘(Forsythia suspensa)、三裂绣线菊(Spiraea trilobata)、忍冬(Lonicera japonica)、荚蒾(Viburnum dilatatum)和荆条(Vitex negundo)等,主要草本有翻白草(Potentilla discolor)、臭蒿(Artemisia hedinii)、白羊草(Bothriochloa ischaemum)、羊须草(Carex callitrichos)和风毛菊(Saussurea japonica)等。

## 2 研究方法

#### 2.1 调查方法

在大面积踏查的基础上,于2013年6月选择从850 m 的山脚到2250 m 的山顶的11块样地进行调查,每块样地中随机选择3~4个空隙,记录空隙的长和宽,共调查空隙41个。在每个空隙内随机设置3个1 m×1 m 的草本植物样方,记录每个样方中草本植物的种名、高度和盖度;在距空隙边缘5 m 处设1个5 m×5 m 的对照样地(空隙间相距较近时,则共用一个对照样地),在每个对照样地内随机设置3个1 m×1 m 的小样方,记录每个样方中草本植物的种名、高度和盖度,同时记录样地的海拔、坡度和坡向等环境因子。

#### 2.2 数据处理

灌丛空隙面积计算:因所调查空隙大多呈椭圆形,因此采用常用的椭圆形面积计算公式: $A = \pi LW/4$ ,式中A为林隙面积,单位为 $m^2$ ;L为空隙长度,W为空隙宽度,单位为 $m_0$ 

对于草本植物来说,其个体矮小,个体数量变化较大,故采用重要值作为指标代替多度计算物种多样性能较好的反映群落的实际情况。重要值计算公式如下(郭正刚等,2003);

重要值=(相对高度+相对盖度)/2

其中,相对高度=某物种的平均高度/样方中所有物种的高度和,相对盖度=某物种的盖度/样方中所有物种的盖度和

用多样性指数进行物种多样性分析(张金屯,2005), 其计算公式如下:

物种丰富度指数: S=样方内出现的物种数

多样性指数 (Shannon-Wiener 指数):  $H = -\sum_{i=1}^{n} Pi \ln Pi$  均匀度指数 (Pielou 指数):  $E = H/\ln S$ 

生态优势度指数 (Simpson 指数):  $D=1-\sum_{i=1}^{s} Pi^2$ 

式中, Pi 为第 i 种的相对重要值, Pi = Ni/N, Ni 为 种 i 的绝对重要值, N 为种 i 所在样方所有种的重要值之 和; S 为样方内出现的物种数。

## 3 结果与分析

#### 3.1 灌丛空隙的基本特征

根据调查的 41 个灌丛空隙面积的大小可分为<10  $\text{m}^2$ 、10~20  $\text{m}^2$ 、20~30  $\text{m}^2$ 、>30  $\text{m}^2$  4 类,如图 1 所示,其中<10<sup>2</sup> 的灌丛空隙占 51.2%,10~20  $\text{m}^2$ 的空隙占 22.0%,20~30  $\text{m}^2$ 的空隙占 9.8%,>30  $\text{m}^2$ 的占 17.1%,由此可见,在自然状况下形成的<10  $\text{m}^2$ 的灌丛空隙最多。

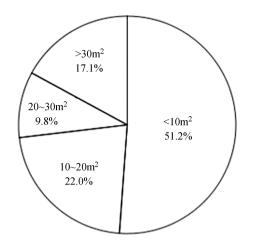


图 1 不同大小级灌丛空隙所占比例

Fig. 1 The proportion of different sizes of shrub gap

#### 3.2 灌丛空隙大小对更新的影响

#### 3.2.1 灌丛空隙大小对草本层更新的影响

不同大小级灌丛空隙内优势草本的重要值见图 2。由图 2 可知,灌丛空隙内草本优势种的重要值高于灌丛下草本,且以 10~20 m²的空隙为最高,20~30 m²的空隙次之,>30 m²空隙的草本重要值最小。空隙的形成对种子散播和光照条件有强烈的影响,进而影响到物种的更新和生长,所以灌丛空隙的草本重要值都高于灌丛下的草本,且 10~20 m²的空隙是最适合草本更新和生长。

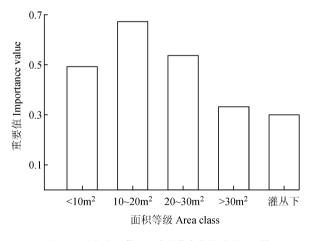


图 2 不同大小级灌丛空隙内草本优势种的重要值 Fig. 2 The importance value of dominant herb in shrub gap of different sizes

#### 3.2.2 灌丛空隙大小对主要草本更新的影响

灌丛空隙的出现使得环境条件发生了不同程度的变化,不同物种对不同大小空隙的反应不

同,导致其在不同大小灌丛空隙内的重要性也各不相同(表1)。由表1可知,主要草本可分为3类:(1)对灌丛空隙更新反应不明显的草本,这类草本在灌丛空隙内外的重要值差别不大,在空隙和灌丛下均能较好的生长和更新,如羊须草,它在不同大小灌丛空隙和灌丛下始终为优势种。这类植物一般为中生植物,对光照的要求不严格,从而能充分利用空隙内外的环境资源,使自己在群落中保持稳定的地位。(2)对灌丛空隙有正更新反应的草本,这类草本在灌丛空隙内的重要值要高于灌丛下,它们一般在灌丛空隙中进行更新繁殖,如狗尾草,它在10~20 m²的灌丛空隙中重要值最大,为0.1054。这类植物大多为喜阳一年生植物,空隙的出现为它们提供了有利

#### 表 1 不同大小级灌丛空隙内主要草本的重要值

Table 1 The important value of dominant herbaceous species in shrub gap of different sizes

species in surub gap of different sizes					
面积等级 Size	物种 Species	重要值 Important value			
	羊须草 Carex callitrichos	0. 1594			
	白羊草 Bothriochloa ischaemum	0.0635			
<10m <sup>2</sup>	知风草 Eragrostis ferruginea	0. 0444			
	翻白草 Potentilla discolor	0.0436			
	臭蒿 Artemisia hedinii	0.0418			
10~20m <sup>2</sup>	羊须草 Carex callitrichos	0. 1068			
	狗尾草 Setaria viridis	0. 1054			
	牛尾蒿 Artemisia dubia	0. 0351			
	鹅观草 Roegneria kamoji	0.0337			
	蛇莓 Duchesnea indica	0. 0337			
	羊须草 Carex callitrichos	0. 1124			
	翻白草 Potentilla discolor	0.0647			
$20\sim30\mathrm{m}^2$	狗尾草 Setaria viridis	0.0478			
	蛇莓 Duchesnea indica	0.0448			
	牛尾蒿 Artemisia dubia	0. 0439			
	羊须草 Carex callitrichos	0. 0828			
	薄荷 Mentha haplocalyx	0.0512			
$>30m^{2}$	蒲公英 Taraxacum mongolicum	0.0482			
	知风草 Eragrostis ferruginea	0. 0315			
	飞廉 Carduus nutans L.	0. 0298			
灌丛下	羊须草 Carex callitrichos	0. 2458			
	臭蒿 Artemisia hedinii	0.0991			
	狗尾草 Setaria viridis	0.0479			
	翻白草 Potentilla discolor	0.0449			
	灰绿藜 Chenopodium glaucum L.	0. 0307			

的光照条件,而且不同植物存在不同的最适面积 范围,在这个范围内最利于该植物的生长和繁 殖。(3)对灌丛空隙有负更新反应的草本,这类 草本在灌丛下的重要值要高于灌丛空隙中的重要 值,主要在灌丛下进行更新,如臭蒿,它在灌丛 下的重要值为 0.0991,高于空隙中的重要值。 这类植物大多为耐荫多年生草本,只有在相对郁 闭和弱光照的环境中才能生存。由表 2 可以清楚 的看到,不同的草本对不同大小级灌丛空隙的侵 占或利用能力存在差异,致使其在灌丛空隙中的 优势度明显不同。

#### 3.2.3 灌丛空隙大小对物种多样性的影响

由表 2 可知,灌丛空隙内的物种数、多样性指数和均匀度指数均高于灌丛下,表明相对于灌丛下,灌丛空隙内的草本更丰富,多样性更高,草本的分布也更均匀。其中,10~20 m²灌丛空隙内的物种数、多样性指数和均匀度指数最高,表明草本植物的物种数、多样性指数和均匀度指数随灌丛空隙面积的增大,呈现"单峰型"的变化趋势,且最大值都出现在 10~20 m²的灌丛空隙中,这说明 10~20 m²的灌丛空隙最适合草本的更新。但>30 m²的灌丛空隙的均匀度指数却略小于林下,这可能是因为大的空隙带来较强的光照,再加之动物的频繁活动所带来的干扰,使得物种的均匀度指数有所下降。

灌丛空隙的生态优势度都小于灌丛下,这表明相对于灌丛下,灌丛空隙中的草本的多度分布较均匀,优势种的地位不太明显。其中,10~20 m² 灌丛空隙内的生态优势度最低,为0.1442,其次为20~30 m²和<10 m²的灌丛空隙,分别为0.1508和0.1688,也符合"单峰型"的变化趋势。由此可以看出,与大空隙相比,中小空隙的

物种多样性指数较高,草本的多度分布也较均匀,优势种不突出,反映出中小林隙荫蔽的环境 更适合草本的更新。

#### 4 讨论

本文从灌丛空隙大小方面初步探讨了山西霍山灌丛空隙下草本的更新特征。从研究结果来看,在自然状况下形成的<10 m²的灌丛空隙最多,且灌丛空隙草本的重要值大于灌丛下草本的重要值,而且遵循单峰模型规律,在10~20 m²的灌丛空隙中达到峰值,这说明灌丛空隙有助于草本物种的更新,而且存在一个最适更新阈值。

不同物种对不同大小空隙的反应不同, 根据 草本植物对空隙植被更新的反应差异, 主要分为 3类: (1) 对灌丛空隙更新反应不明显的草本, (2) 对灌丛空隙有正更新反应的草本, (3) 对灌 丛空隙有负更新反应的草本。大多数草本都属于 对灌丛空隙更新反应不明显的类型, 如羊须草在 灌从和所有灌从空隙中都处于优势地位, 空隙的 出现对其生长繁殖没有影响: 狗尾草在灌从空隙 中生长发育要比在灌丛下好, 狗尾草属于喜光类 的草本, 灌从空隙给它带来了较充足的光照, 同 时种间和种内竞争相对较小,有利于狗尾草类植 物的生存; 臭蒿类植物在灌丛下生活的较好, 因 为它们适应于低光照的环境。总之,灌丛下和灌 丛空隙的草本组成不同,且不同大小级灌丛空隙 内的草本组成也不同,这可能是由不同物种对光 强和光质的反应不同造成的,导致空隙内外以及 空隙间的物种生态位的分化,各种繁殖更新方式 的物种才得以长期共存, 使得森林生态系统草本 植物群落能够维持较高的物种多样性和功能多 样性。

表 2 不同大小级灌丛空隙内草本多样性的差异

Table 2 The differences among the species diversity of herb in shrub gap of different sizes

面积等级 Size	物种多样性指数 Species diversity index				
	物种数 No. of species (S)	Shannon-Wiener 指数 Shannon-Wiener index ( <i>H</i> )	Pielou 均匀度指数 Pielou evenness index (E)	生态优势度 Dominance (D)	
<10m <sup>2</sup>	20	1. 9087	0. 6371	0. 1688	
$10\sim20\mathrm{m}^2$	26	2. 3606	0. 7245	0. 1442	
$20\sim30\mathrm{m}^2$	22	2. 1063	0. 6814	0. 1508	
$>30m^{2}$	17	1. 8425	0. 6503	0. 2043	
灌丛下	15	1. 7814	0. 6578	0. 2133	

灌丛空隙内的物种数、多样性指数和均匀度 指数均高于灌丛下, 而灌丛空隙的生态优势度都 小于灌丛下,这是由于空隙形成后,空隙处的光 资源较林下丰富, 物种间的竞争较小, 为物种人 侵提供了适宜生态位,大量的物种进入空隙,因 此草本的丰富度较高, 多度分布较均匀, 不存在 明显的优势种。相反, 林下的资源相对缺乏, 草 本之间的竞争作用激烈,一些物种在竞争中处于 优势地位,另一些则处于劣势地位,从而导致草 本的物种丰富度下降, 多度分布不均匀, 优势种 较突出,生态优势度较大。在10~20 m²灌丛空 隙内的物种数、多样性指数和均匀度指数最高, 生态优势度最低,随着灌丛空隙面积的增大,草 本多样性指数呈现"单峰型"的变化趋势,这 与李兵兵等(2012)研究结果一致。灌从空隙大 小与物种多样性的这种格局, 可以用岛屿效应 (杨持, 2008)解释——灌从空隙可以看成一个 孤立的岛屿,岛屿面积越大,可以容纳的种数就 越 多, 所以一开始多样性指数随灌丛空隙面积 的增大而增大, 当面积增加到一定范围, 此时 的多样性指数达到最大, 当面积继续增大时, 空 隙内的光辐量进一步增大,水分散失增强,物种 的丰富度开始下降,以后随着空隙面积的增大, 多样性指数会一直呈下降趋势。在不同区域、不 同类型的灌丛中,灌丛空隙更新都存在一个最适 面积,且随地区和灌丛类型而异。在生产实践 中,可以根据适宜空隙大小人为地制造灌丛空 隙,提高草本植物物种多样性,促进植物的更新 与演替。

空隙干扰能增加物种多样性已被大量研究所证实,这些研究大多依据"中度干扰假说",认为局部性的干扰能够促进具有不同资源利用对策、扩散能力和竞争能力的物种共存。然而有些学者却对此提出了质疑,认为植物多样性和种类组成与空隙的大小和形状无关,空隙对草本多样性组成未起到关键的筛选作用(秦晓威等,2010)。灌丛空隙大小干扰梯度虽能增加空隙草本植物重要值和物种多样性,但对于个体而言,大多数草本植物对灌丛空隙的反应是不明显的,只有少数种对灌丛空隙存在明显的正负更新反应,因此,有必要在今后的研究中综合分析干扰、扩散限制或补充限制在多样性维持中的作用。

### [参考文献]

- 杨持,2008.生态学(第二版)[M].北京:高等教育出版社张金屯,2005.数量生态学[M].北京:科学出版社
- Arseneault JE, Saunders MR, 2013. Incorporating canopy gap-induced growth responses into spatially implicit growth model projections [J]. *Ecological Modelling*, 237-238: 120—131
- Gray AN, Spies TA, Pabst RG, 2012. Canopy gaps affect long-term patterns of tree growth and mortality in mature and old-growth forests in the Pacific Northwest [J]. Forest Ecology and Management, 281: 111—120
- Guo ZG (郭正刚), Liu HX (刘慧霞), Sun XG (孙学刚) et al., 2003. Characristics of species diversity of plant communities in the upper reaches of Bailong River [J]. Acta Phytoecologica Sinica (植物生态学报), 27 (3): 388—395
- Li BB (李兵兵), Qin Y (秦琰), Liu YQ (刘亚茜) et al., 2012. Effects of gap size on regeneration of Pinus tabulaeformis plantation in the Yanshan Mountain [J]. Scientia Silvae Sinicae (林业科学), 48 (6): 147—151
- Li M (李猛), Duan WB (段文标), Chen LX (陈立新), 2011.

  Spatiotemporal distribution pattern of photosynthetic photon flux density in forest gaps of korean pine broadleaved mixed forest [J]. Chinese Journal of Applied Ecology (应用生态学报), 22 (4): 880—884
- Li M (李猛), Duan WB (段文标), Chen LX (陈立新) et al., 2012. Geostatistical analysis on spatiotemporal distribution pattern of soil water content of forest gap in Pinus koraiensis dominated broadleaved mixed forest [J]. Acta Ecologica Sinica (生态学报), 32 (5): 1392—1402
- Li YQ (李衍青), Zhang TH (张铜会), Zhao XY (赵学勇) et al., 2010. Rainfall interception and stemflow for Caragana microphlla in Horqin Sandy Land, northern China [J]. Acta Prataculturae Sinica (草业学报), 19 (5): 267—272
- Liang XD (梁晓东), Ye WH (叶万辉), 2001. Advances in study on forest gaps [J]. *Journal of Tropical and Subtropical Botany* (热带亚热带植物学报), **9** (4): 355—364
- Liu JF (刘金福), Hong W (洪伟), Li JQ (李俊清) et al., 2003.

  Gap natural disturbance regime in the Castanopsis kawakamii forest [J]. Acta Ecologica Sinica (生态学报), 23 (10): 1991—1999
- Liu ZW (刘章文), Chen RS (陈仁升), Song YX (宋耀选), 2011. Characteristics of stemflow for typical alpine shrubs in Qilian Mountain [J]. Chinese Journal of Applied Ecology (应用生 态学报), 22 (8): 1975—1981
- Long CL (龙翠玲), Yu SX (余世孝), Xiong ZB (熊志斌) *et al.*, 2005. Species diversity and regeneration in forest gaps of the Karst forest in Maolan National Nature Reserve, Guizhou Province [J]. *Biodiversity Science* (生物多样性), **13** (1): 43—50.

- Mao W (毛伟), Li YL (李玉霖), Zhao XY (赵学勇) et al., 2009. Effect of Caragana microphylla on leaf traits of Setarria viridis in Horqin sandy land [J]. Acta Prataculturae Sinica (草业学报), 18 (6): 144—150
- Qin XW (秦晓威), Li G (李刚), Wang DX (王得祥) et al., 2010. Effects of forest gap on herbaceous plant diversity in mixed birch-fir forest of Taibai Mountain [J]. Chinese Journal of Applied Ecology (应用生态学报), 21 (10): 2494—2500
- Song XZ (宋新章), Li DS (李冬生), Xiao WF (肖文发) et al., 2007. Study on logging gaps regeneration in secondary broad-leaved forest in Changbai Mountain [J]. Forest Research (林业科学研究), **20** (3): 302—306
- Song XZ (宋新章), Xiao WF (肖文发), 2006. Research advances of microsites and regeneration within canopy gap [J]. Scientia Silvae Sinicae (林业科学), **42**(5): 114—119
- Song XZ (宋新章), Zhang ZT (张智婷), Xiao WF (肖文发) et al., 2008. Regeneration dynamics of logging gaps in Populus davidiana—Betula platyphylla secondary forests in Changbai Mountain [J]. Scientia Silvae Sinicae (林业科学), 44 (3): 13—20

- Sun YY ( 孙悦燕), Guo FF ( 郭芳芳), Liu N ( 刘宁), 2010. Research progress on forest gaps and forest regeneration [ J]. Shanxi Forestry Science and Technology ( 山西林业科技), 39 (4): 31—34
- Xian JR (鲜骏仁), Hu TX (胡庭兴), Wang KY (王开运) *et al.*, 2004. Studies on the characteristics of gap border trees in the subalpine coniferous forest in western Sichuan [J]. *Forest Research* (林业科学研究), **17** (5): 636—640
- Yang X (杨修), 2002. Gap characteristics and disturbance regime in a dark coniferous forest in Changbai Mountain areas [J]. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), **22** (11): 1825—1831
- Zhang YD (张远东), Liu SR (刘世荣), Ma JM (马姜明), 2006.

  Water holding capacity of surface cover and soil of alpine and sub-alpine shrub in Western Sichuan, China [J]. Acta Ecologica Sinica (生态学报), 26 (9): 2775—2782
- Zhu WZ (朱万泽), Wang SG (王三根), Hao YQ (郝云庆), 2010. Dynamics of nutrient supply to sprouts from the roots and soil during sprouting of *Quercus aquifoliodes* shrublands, western Sichuan, China [J]. Chinese Journal of Plant Ecology (植物生态学报), **34** (10): 1185—1195